

Relaciones tróficas de bufonidos (Anura, Bufonidae) en ambientes del río Paraná, Argentina

Rafael Carlos LAJMANOVICH

Instituto Nacional de Limnología (CONICET), José Maciá 1933,
3016 Santo Tomé (Santa Fe), Argentina

A comparative study of diets was made among *Bufo paracnemis*, *B. arenarum* and *B. fernandezae*. The trophic spectrum was quantified for each of them, and niche diversity and amplitude, prey size as well as index of relative importance were calculated. Trophic relationships were obtained using overlap matrices based on Pianka's Index.

An integral analysis was made using a data matrix with eleven values related to feeding. The phenogram showed a grouping of *B. arenarum* and *B. paracnemis* which coincides with that obtained for absolute frequency of feeding categories. *B. paracnemis* and *B. arenarum* had unspecialized diets. In contrast, *B. fernandezae* is more specialized, feeding mainly on ants and beetles.

INTRODUCCIÓN

Diversas evidencias indican que el alimento es un importante factor para la evolución y organización de las comunidades de anuros en distintas partes del mundo (DUELLMAN, 1967, 1978; CRUMP, 1971, 1974; HEYER & BELLIN, 1973; INGER & COLWELL, 1977; TOFT & DUELLMAN, 1979; TOFT, 1980, 1981; JONES, 1982).

Con la teoría del hipervolumen de HUTCHINSON (1957), se llega a una valoración del nicho ya que además de describirlo lo cuantifica. En este sentido el solapamiento de nichos se produce cuando dos unidades orgánicas utilizan los mismos recursos u otra variable ambiental (PIANKA, 1982). MACARTHUR fue el primero en examinar el concepto de "similaridad limitante" (GILLER, 1984), desde entonces se ha desarrollado un enfoque teórico riguroso para verificar cuantitativamente que tan similares pueden ser las especies coexistentes (MACARTHUR & LEVINS, 1967; CODY, 1968; PIANKA, 1969; MACARTHUR, 1970, 1972; PULLIMAN & ENDERS, 1971). Subsecuentes modificaciones de la teoría de similitudes limitantes fueron propuestas por diversos autores (ROUGHGARDEN, 1974, 1975, 1976; ABRAMS, 1975; TURELLI, 1978) que cuestionan la validez teórica de su justificación.

Numerosos trabajos han encarado el análisis de las relaciones tróficas y variaciones en la dieta de las comunidades de anuros en distintas partes del mundo (INGER & MARK,

1961; INGER & COLWELL, 1977; TOFT, 1980, 1981; JONES, 1982), incluyendo la República Argentina (MARTORI et al., 1983 ; BASSO, 1990).

En este estudio se describe y compara la alimentación de tres especies simpátricas del género *Bufo*: *B. paracnemis*, *B. arenarum* y *B. fernandezae*. No se cuenta con información sobre los posibles mecanismos de coexistencia de estas tres especies. No obstante, en el área en donde se hallan en simpatria, presentan similitudes en cuanto a sus períodos reproductivos (que coinciden con las lluvias torrenciales ocasionales de primavera y verano) y a sus sitios de puesta (charcas y lagunas temporales), y es frecuente encontrarlas en forma simultánea en los ambientes del valle de inundación del río Paraná.

Con respecto a sus dietas, existen referencias cualitativas (SERIE, 1935; GALLARDO, 1958, 1970, 1974, 1982; CONTRERAS & CONTRERAS, 1982; GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992), y se conoce más detalladamente aún el espectro trófico de *B. fernandezae* en el noreste de la provincia de Buenos Aires (BASSO, 1990) y de *B. paracnemis* en el área del valle aluvial del río Paraná (LAJMANOVICH, 1995) y en el nordeste de Brasil (GUIX, 1993).

El objetivo de este trabajo es dar a conocer la composición cuali-cuantitativa de las dietas de los tres bufónidos en ambientes naturales del río Paraná, basándose en el estudio de los siguientes parámetros: contenido estomacal, tamaño de presa, diversidad y amplitud del nicho. Para el estudio de las relaciones tróficas y del solapamiento de nicho, se emplearon técnicas de taxonomía numérica que facilitan la segregación del subnicho trófico y la coexistencia de estas especies, consideradas entre los anfibios más comunes de este ecosistema acuático.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se capturaron 60 individuos, 20 pertenecientes a cada especie estudiada. El sacrificio de los ejemplares fue por demedulación, fijándolos e inyectándolos en la cavidad abdominal con formol al 10 % para detener los procesos digestivos. Se midió la longitud hocico-cloaca y ancho máximo de la boca de cada animal con un calibre milimétrico (precisión 0.01 mm).

Las colectas se efectuaron en zonas aledañas al río Paraná entre las ciudades de Santa Fe y Paraná (31°43'S, 60°30'W), República Argentina, durante los meses de enero y febrero de 1994. En estos meses se registran las máximas temperaturas medias anuales, por lo tanto estas especies presentan su mayor ritmo de actividad y se encuentran dentro de su período reproductivo.

Fitogeográficamente, la zona se encuentra en el Dominio Amazónico, Provincia Paranaense, Distrito de Selvas Mixtas (CABRERA, 1976). El clima es templado, húmedo, con temperatura media anual de 18°C, con máximas que llegan a 44°C y mínimas a 7°C, y con precipitaciones anuales medias de 1000 mm. Estas condiciones zoogeográficas favorecen la presencia de una rica variedad de grupos de anuros, cuya distribución en las provincias que integran la región Litoral Mesopotámica ha sido abordada en distintos estudios (CEI & ROIG, 1961, 1964; MARTINEZ ACHEMBACH, 1961, 1963; GALLARDO, 1964,

1968, 1985; CONTRERAS & CONTRERAS, 1982), y de la batracofauna presente en el valle de inundación del río Paraná (LAJMANOVICH, 1991).

En cada una de las tres especies, la metodología de estudio fue la siguiente: se seccionaron los estómagos entre los esfínteres cardial y pilórico, fueron estudiados individualmente, se identificaron, cuantificaron y registraron las medidas de los organismos hallados bajo lupa con un calibre milimétrico (precisión 0,01) Para el conteo de las presas en avanzado estado de digestión, se consideraron como individuos aquellas que conservaron estructuras claves para su identificación (cabezas, élitros etc).

Para determinar la diversidad trófica, se siguió el criterio de HURTUBIA (1973), que consiste en calcular la diversidad trófica (H) para cada individuo utilizando la fórmula de BRILLOUIN (1965):

$$H = (1/N) \times (\log_2 N! - \sum \log_2 N_i!),$$

donde N es el número total de organismos hallados en el estómago de cada individuo y N_i es el número total de presas de la especie i en cada estómago.

Se calculó la diversidad media (H) y la diversidad trófica acumulada (Hk). La amplitud trófica del nicho se obtuvo mediante el índice de LEVINS (1968):

$$Nb = (\sum P_{ij}^2)^{-1},$$

donde P_{ij} es la probabilidad del ítem i en la muestra j . En el análisis de las interrelaciones tróficas se procede a la estandarización de la matriz básica de datos, en consecuencia los valores de los índices de Hurtubia y de Levins se expresan en unidades de desviación estándar.

Para establecer la contribución de cada categoría de alimento a la dieta, se aplicó un índice de importancia relativa según PINKAS et al. (1971):

$$IRI = \% FO \times (\% N + \% V),$$

donde FO es la frecuencia de ocurrencia de cada categoría, N es el porcentaje numérico y V el porcentaje volumétrico calculado por desplazamiento de agua con una precisión de 0,01 ml.

Se confeccionaron distribuciones de frecuencia del tamaño de las presas, y se relacionaron en forma individual la longitud (hocico-cloaca) y el ancho máximo de la boca con el tamaño promedio de las presas mediante el coeficiente de correlación momento producto (SOKAL & ROHLF, 1979).

Como aproximación a las interrelaciones tróficas, se construyeron dos matrices de solapamiento entre las especies de *Bufo*, tanto en el componente taxonómico cuantitativo (porcentaje de la categoría en el total de las presas), como en la frecuencia absoluta de las categorías alimentarias, elaboradas en base índice de solapamiento de PIANKA (1973):

$$S_{kj} = S_{jk} = \sum P_{ij} \times P_{ik} / \sqrt{\sum P_{ij}^2 \times \sum P_{ik}^2},$$

siendo P_{ij} y P_{ik} las proporciones en que las especies j y k utilizan las diferentes clases que se reconocen en el recurso i . Este índice presenta valores que varían entre 0 y 1 en sentido

creciente de coincidencia entre las especies en la utilización de recursos. Ambas matrices fueron tratadas con técnicas de taxonomía numérica, obteniendo fenogramas a partir del método de los pares de grupos no ponderados (UPGMA), explicado en SNEATH & SOKAL (1973) y CRISCI & LOPEZ ARMENGOL (1983).

Para realizar el análisis integral de las relaciones tróficas, se construyó una matriz básica de datos, en donde cada especie de *Bufo* estudiada constituyó una unidad taxonómica operativa (OTU) (SNEATH & SOKAL, 1973) en que se incluyeron caracteres morfométricos de predador y presa, y los resultados de los índices aplicados en el estudio de las dietas. Los caracteres fueron los siguientes: (1) tamaño medio de los sapos (longitud hocico cloaca); (2) tamaño medio del ancho máximo de la boca; (3) tamaño medio de las presas; (4-9) valores del índice de importancia relativa (IRI): (4) Coleoptera, (5) Hymenoptera, (6) Diptera, (7) otros Insecta, (8) otros Arthropoda, (9) restos vegetales; (10) valores de diversidad trófica (Hk); (11) valores de amplitud trófica (Nb).

La matriz básica de datos fue estandarizada por caracteres (SOKAL & SNEATH, 1963), según la siguiente fórmula.

$$X_{ij} - X_j - X_i / S_i$$

donde X_{ij} es el valor del carácter i para cada j , X_i es la media del carácter i y S_i la desviación estándar de i .

Para establecer la matriz de similitud, se utilizó el coeficiente de distancia taxonómica (SOKAL, 1961):

$$TD = \sum [(X_{ij} - X_{ik})^2]^{1/2}$$

este coeficiente genera valores entre 0 e ∞ , siendo 0 el de máxima similitud. La matriz de similitud fue agrupada y se elaboró un fenograma mediante la técnica UPGMA.

Para ambos casos, la medida de distorsión interna de la técnica consistió en la aplicación del coeficiente de correlación cofenética (SNEATH & SOKAL, 1973).

RESULTADOS

BUFO PARACNEMIS

Del total de individuos colectados, 13 fueron hembras y 7 machos, diferencia no significativa (chi-cuadrado = 1,8, $p < 0,01$), la longitud media (hocico-cloaca) fue de 149 mm ($S = 33,4$), y el tamaño medio del ancho máximo de la boca 54 mm ($S = 9,5$).

El espectro trófico basado en la identificación de 893 presas resultó integrado por 20 entidades taxonómicas, 17 correspondientes a la fracción animal y 3 a la vegetal (Tabla I). La contribución de cada categoría de alimento a la dieta fue obtenida por la aplicación del índice de importancia relativa (IRI) (Tabla II, fig. 1), que presentó mayores valores en los coleópteros e himenópteros. Las presas con mayor porcentaje de presencia son los himenópteros con *Acromirmex* sp. (65 %); le siguen en orden de importancia los

Tabla I. Dieta de bufónidos del río Paraná. n: número total de ítems de los 20 contenidos; %: porcentaje de la categoría en el total de las presas; f: frecuencia absoluta de las categorías en los estómagos; x: no evaluado numéricamente; (ni): no identificado.

Categorías	<i>Bufo paracnemis</i>			<i>Bufo arenarum</i>			<i>Bufo fernandezae</i>		
	n	%	f	n	%	f	n	%	f
Insecta									
Coleoptera									
Carabidae	40	4,6	9	15	3,2	9	37	19	14
Curculionidae	73	8,2	8	18	3,7	6	52	26,6	15
Dytiscidae	43	4,8	7	6	1,2	3	3	1,5	2
Scarabaeidae	20	2,2	9	6	1,2	3	3	1,5	3
Lampyridae	3	0,3	1	-	-	-	-	-	-
Elateridae	12	1,3	3	33	6,8	6	18	9,2	6
Staphylinidae	10	1,1	1	-	-	-	-	-	-
Syrphidae	1	0,1	2	3	0,7	3	-	-	-
Hydrophilidae	7	0,8	1	9	1,8	3	-	-	-
Elmidae	-	-	-	3	0,7	6	-	-	-
Cerambicidae	-	-	-	-	-	-	3	1,5	2
Coccinellidae	-	-	-	-	-	-	5	2,5	2
(ni)	45	5	6	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera									
(ni)	-	-	-	-	-	-	5	2,5	4
Formicidae									
<i>Acromyrmex</i> spp.	360	40,3	13	34	8,1	9	64	33	6
(ni)	-	-	-	180	38	12	-	-	-
Myrmicinae	-	-	-	120	25	3	-	-	-
Diptera									
Tabanidae	140	15,7	4	-	-	-	-	-	-
Hemiptera									
Belostomatidae	3	0,3	1	9	1,9	9	-	-	-
Pentatomidae	-	-	-	3	0,6	3	-	-	-
Lepidoptera									
Larvas (ni)	19	2,1	4	18	3,8	9	-	-	-
Orthoptera									
Acrididae	-	-	-	-	-	-	2	1,2	2
Myriapoda									
Diplopoda	4	0,4	2	6	1,2	3	-	-	-
Arachnida									
Araneae	5	0,6	4	6	1,3	3	3	1,5	2
Crustacea									
Isopoda	38	4,2	1	3	0,7	3	-	-	-
Semillas									
<i>Acacia caven</i>	40	4,5	9	-	-	-	-	-	-
Gramíneas (ni)	30	3,3	3	-	-	-	-	-	-
Restos vegetales									
(tallos y hojas)	x	-	15	x	-	12	x	-	7
Restos minerales									
-	-	-	-	x	-	9	-	-	-
Total de presas	893			472			195		
(H)	1,74 (0,4)			1,23 (0,36)			0,91 (0,4)		
(Hk)	3,2			4,5			4,14		
(Nb)	5,2			5,8			0,25		
Tamaño medio de presa por estómago	44,6 (9,5)			23,6 (11,4)			9,75 (4,5)		

Tabla II. - Índice de importancia relativa (IRI) de los distintos componentes de la dieta de *B. paracnemis*, *B. arenarum* y *B. fernandezae*.

	% FO	% N	% V	IRI = % FO (% N + % V)
<i>B. paracnemis</i>				
Coleoptera	100	24,5	37,3	6180
Hymenoptera	70	36,6	12	3404
Semillas	77	7,5	12,4	1530
Diptera	23	12,5	19,5	736
Otros Insecta	30	2,8	20,5	699
Otros Coleoptera	38	7,2	6,9	536
<i>B. arenarum</i>				
Coleoptera	39	19,4	45	2511
Hymenoptera	24	70,6	16	2078
Otros Insecta	24	6,9	25	765
Otros Arthropoda	16	6,5	15	344
<i>B. fernandezae</i>				
Coleoptera	76	63,1	75,3	10521
Hymenoptera	18	12,3	36	870
Otros Arthropoda	7	1,5	2	24,5

Tabla III. - Matriz de solapamiento trófico entre las especies de *Bufo* estudiadas en el valle aluvial del río Paraná, en el componente taxonómico cuantitativo de la dieta (bajo la diagonal) y en la frecuencia absoluta de las categorías alimentarias (sobre la diagonal). Valores obtenidas a partir del índice de solapamiento de PIANKA (1973).

		Frecuencia		
		<i>Bufo arenarum</i>	<i>Bufo paracnemis</i>	<i>Bufo fernandezae</i>
N ú m e r o	<i>Bufo arenarum</i>		0,71	0,58
	<i>Bufo paracnemis</i>	0,19		0,60
	<i>Bufo fernandezae</i>	0,30	0,74	

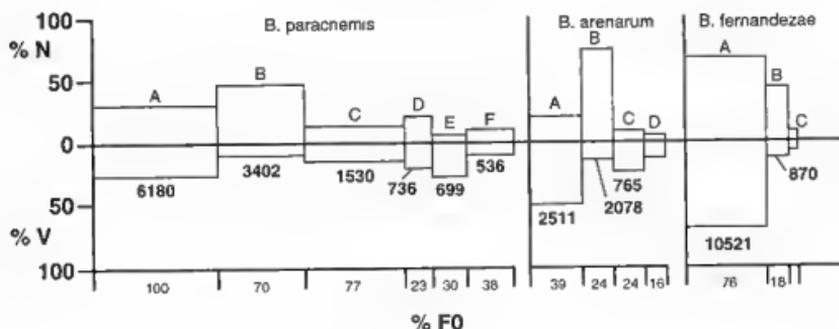


Fig. 1. — Representación gráfica del índice de importancia relativa (IRI) de *B. paracnemis* (A, Coleoptera, B, Hymenoptera; C, Semillas; D, Díptera; E, Otros Insecta, F, Otros Arthropoda), *B. arenarum* (A, Coleoptera; B, Hymenoptera, C, Otros Insecta, D, Otros Arthropoda) y *B. fernandezae* (A, Coleoptera, B, Hymenoptera; C, Otros Arthropoda). % N, porcentaje numérico; % V, porcentaje volumétrico; % FO, porcentaje de ocurrencia.

coleópteros con carábidos y scarabeidos (45 %), curculiónidos (40 %) y ditiscidos (35 %), el resto de los taxa mostraron valores que oscilaron entre 30 y 5 %. Numéricamente los himenópteros con *Acromirmex* sp. son los más importantes (40 %), seguidos por coleópteros (27 %). La preferencia en el consumo de presas terrestres no pudo ser comprobada estadísticamente (chi-cuadrado = 2,88; $p < 0,01$), no obstante representan un 70 % del total de presas consumidas por *B. paracnemis*. Dentro de la fracción vegetal, el 75 % de los estómagos analizados presentaron restos vegetales (tallos y hojas), los que no fueron evaluados numéricamente; las semillas se hallaron en el 45 % de los contenidos.

La diversidad media (H) resultó 1,74 ($S = 0,4$). La diversidad trófica acumulada (H_k) fue de 3,2. Con la suma de las 20 muestras, la curva de diversidad trófica tiende a la estabilización (fig. 2). La amplitud del nicho (N_b) para el período estudiado presentó un valor de 5,2. La distribución de frecuencia del tamaño de presas (fig. 3) mostró una mayor concentración en el intervalo de 1-15 mm. El número medio de presas por estómago fue de 44,1 ($S = 5,2$).

BUFO ARENARUM

Del total de los ejemplares colectados, 14 fueron hembras y 6 machos, diferencia no significativa (chi-cuadrado = 3,2; $p < 0,01$), la longitud media (hocico-cloaca) fue de 108 mm ($S = 22,3$), y el tamaño medio del ancho máximo de boca 31 mm ($S = 6,4$).

El espectro trófico basado en la identificación de 472 presas estuvo integrado por 18 entidades taxonómicas, 17 correspondientes a la fracción animal y una a la vegetal, asimismo se constató la presencia de escasos restos minerales (Tabla I). La contribución de cada categoría de alimento a la dieta obtenida por el índice de importancia relativa (IRI) (Tabla II, fig. 1) mostró mayor valor en los coleópteros e himenópteros. Las presas

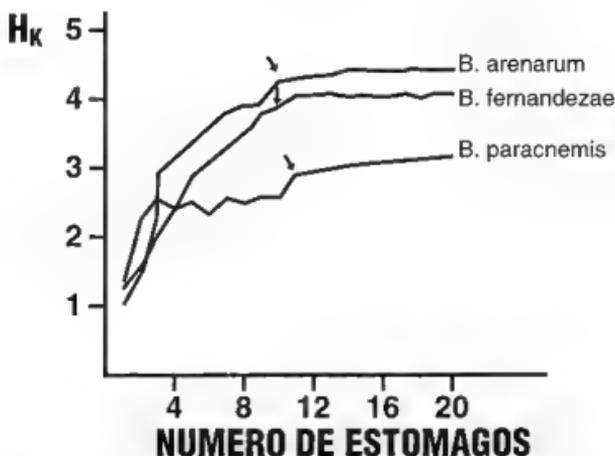


Fig. 2. - Curva de diversidad trófica acumulada (H_k) versus el número de estómagos analizados que determinan la muestra mínima para *B. arenarum*, *B. fernandezae* y *B. paracnemis*. La flecha sobre la curva indica aproximadamente el punto donde se alcanza la estabilización.

con mayor porcentaje de presencia son los himenópteros (Formicidae no identificados) (60 %), otro himenóptero (*Acromirmex* sp) y coleópteros (Carabidae); hemipteros (Belostomidae) y lepidópteros (Larvas no identificadas) se encuentran en igual orden de importancia con un 45 % respectivamente. Numéricamente los himenópteros (Formicidae y Mirmecinae) registraron el 70 % en tanto que el total de las familias de coleópteros encontradas un 19,7 %. Al igual que en *B. paracnemis*, la preferencia en el consumo de presas terrestres no pudo ser comprobada estadísticamente (chi-cuadrado = 3,55; $p < 0,01$), sin embargo las presas terrestres representaron un 94 % en el total de presas consumidas por *B. arenarum*. En la fracción vegetal, el 60 % de los contenidos presentó restos vegetales (tallos y hojas), no hallándose semillas. El 45 % de los estómagos contenía restos minerales (arena fina y gruesa).

La diversidad media (H) fue de 1,26 ($S = 0,36$), la diversidad trófica acumulada (H_k) de 4,5, y con la suma de las 20 muestras la curva tiende a la estabilización (fig. 2). La amplitud trófica del nicho (Nb) en el periodo estudiado fue de 5,8. La distribución de frecuencias del tamaño de presa (fig. 3) presentó una mayor concentración en el intervalo 1-15 mm. El número medio de presas por estómago fue de 23,5 ($S = 4,9$).

BUFO FERNANDEZAE

Del total de los 20 individuos colectados, 13 fueron machos y 7 hembras, diferencia no significativa (chi-cuadrado = 1,8; $p < 0,01$), la longitud media (hocico-cloaca) fue de 51 mm ($S = 8,3$), y el tamaño medio del ancho máximo de boca 17 mm ($S = 3,1$).

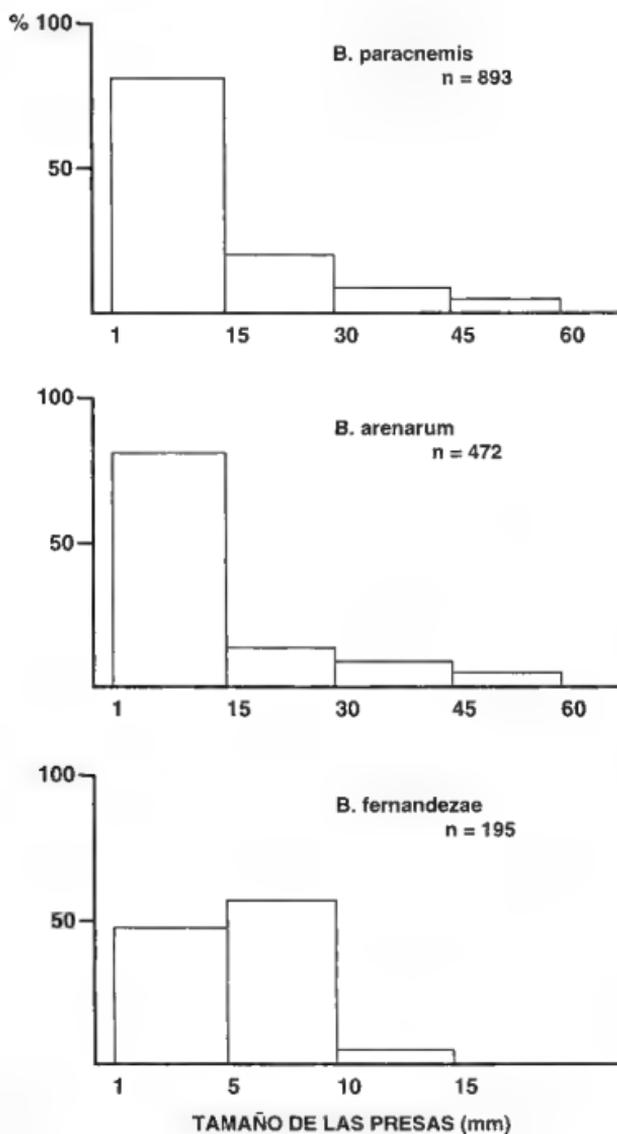


Fig. 3. — Distribución de frecuencias de los tamaños de las presas consumidas por *B. paracnemis*, *B. arenarum* y *B. fernandezae*. Sobre los histogramas figura el número total de presas medidas (n).

El espectro trófico basado en la identificación de 195 presas estuvo integrado por 12 entidades taxonómicas, 11 de la fracción animal y una de la fracción vegetal (Tabla I). La contribución de cada categoría de alimento a la dieta obtenida por la aplicación del índice de importancia relativa (IRI) (Tabla II, fig. 1) presentó un mayor valor en los coleópteros, con los restantes grupos ostensiblemente menores. Las presas con mayor porcentaje de presencia son los coleópteros (Carabidae y Curculionidae) (75 %), los Elateridae (30 %) y los himenópteros (*Acromirmex* sp.) (30 %). Numéricamente, los coleópteros son los más importantes (67 %), seguidos por los himenópteros (*Acromirmex* sp.) (33 %). La diferencia entre presas terrestres y acuáticas resultó significativa (chi-cuadrado = 33,3; $p < 0,01$), lo que indicaría la preferencia en el consumo de presas terrestres por parte de *B. fernandezae*. La fracción vegetal (restos de tallos y hojas) estuvo presente en un 35 % de los contenidos, no hallándose semillas ni restos minerales.

La diversidad media (H) resultó de 0,91 ($S = 0,4$), la diversidad trófica acumulada (Hk) fue de 4,14, y con la suma de las 20 muestras la curva de diversidad trófica tiende a estabilizarse (fig. 2). La amplitud trófica del nicho (Nb) en el periodo estudiado fue de 0,25. La distribución de frecuencias del tamaño de presas (fig. 3) mostró una concentración uniforme en los intervalos de 1-5 mm y 5-10 mm. El número medio de presas por estómago fue de 9,7 ($S = 2,3$).

En las 3 especies, se encontró una correlación altamente significativa ($p < 0,05$) entre el largo del cuerpo ($r = 0,84$ en *B. paracnemis*, 0,99 en *B. arenarum*, 0,98 en *B. fernandezae*) y el tamaño de boca ($r = 0,89$, 0,99, 0,95 respectivamente) con el tamaño de presa ingerido, así también como un aumento proporcional en el número medio de presas capturadas por individuo, en relación al aumento de talla de las especies (ver fig. 3). En los tres casos, la curva de diversidad trófica tendió a la estabilización (fig. 2), lo que permite determinar, siguiendo el criterio de HURTUBIA (1973), el tamaño de la muestra mínima necesaria para que los resultados obtenidos sean una buena aproximación de lo que ocurre en la naturaleza.

RELACIONES TRÓFICAS

El resultado de la aplicación del índice de solapamiento de Pianka arrojó un valor elevado entre *B. fernandezae* y *B. paracnemis* (0,74) en el componente taxonómico cuantitativo de la dieta, y entre *B. paracnemis* y *B. arenarum* (0,71) en la frecuencia absoluta de las categorías (Tabla III).

Mediante un fenograma obtenido por la técnica de los pares de grupo no ponderados (UPGMA), para los valores del índice de solapamiento de Pianka en el componente taxonómico cuantitativo de la dieta (fig. 4 A), se observa un agrupamiento entre *B. paracnemis* y *B. fernandezae*, con un coeficiente de correlación cofenética de 0,96. En cambio, el fenograma obtenido a partir de la frecuencia absoluta de las categorías alimentarias (fig. 4 B) presenta un agrupamiento con mayor similitud que el anterior entre *B. arenarum* y *B. paracnemis*, con un coeficiente de correlación cofenética de 0,98.

Un análisis integral de las relaciones tróficas en base a la matriz básica de datos (previamente descripta) presenta en su fenograma (fig. 4 C) un agrupamiento entre *B. arenarum* y *B. paracnemis* con un valor de TD de 1,65 y un coeficiente de correlación cofenética de 0,81.

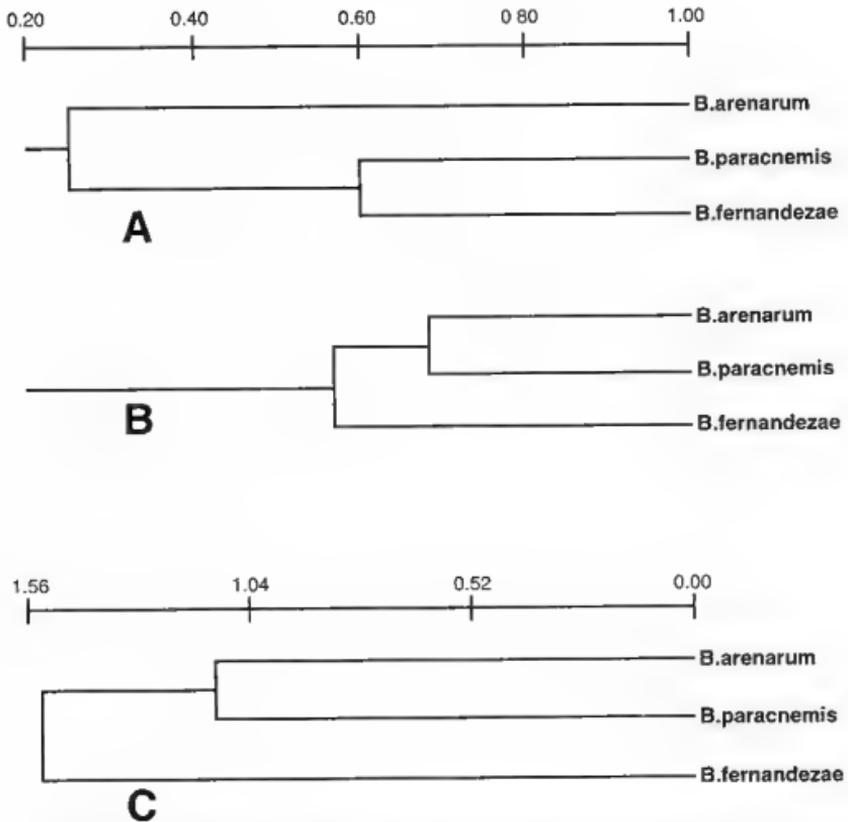


Fig 4 - Fenogramas de las relaciones tróficas entre bufónidos del río Paraná. En base al índice de solapamiento de Pianka, en el componente taxonómico numérico de la dieta (A), en la frecuencia absoluta de captura (B). En base a 11 caracteres cuantitativos relacionados con las relaciones tróficas (C)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La dieta de especies del género *Bufo* ha sido estudiada por diversos autores en el hemisferio norte (LESCURE, 1964; ZUG & ZUG, 1979; LECLAIR & VALLIERES, 1981; GITTINS, 1987), en tanto que TOFT (1980, 1981), BASSO, (1990) y GIUX (1993) lo han hecho en la región Neotropical. En general, a las especies de este género se las considera como predadores eurifágicos (CLARKE, 1974), poco selectivos (ZUG, 1983). Otros autores

consideran que serían estrategas de la "búsqueda activa", con baja actividad metabólica sostenida durante largos periodos, basada en el metabolismo aerobio (TAIGEN & POUGH, 1983), y en consecuencia con una gran capacidad de desplazamiento. Estos capturarían presas duras y de pequeño tamaño, en donde las hormigas, termitas y coleópteros serían las más importantes (TOFT, 1981). En relación a lo expresado, aprovecharían un recurso sedentario y distribuido en grupos en el espacio y el tiempo (KREBS, 1978; HUEY & PIANKA, 1981).

Estudios realizados en Argentina y Brasil indican que *B. paracnemis* basa su dieta en coleópteros, himenópteros, ortópteros, hemipteros, dípteros, lepidópteros y pequeños vertebrados (SERIE, 1935; CONTRERAS & CONTRERAS, 1982; GALLARDO, 1985; GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992; GUIX, 1993). En este estudio, *B. paracnemis* principalmente presenta coleópteros y hormigas del género *Acromirnex*, y miriápodos, arácnidos y crustáceos se agregan a los antecedentes mencionados. En lo que hace a la presencia de abundante material vegetal, GALLARDO (1958, 1974) lo menciona como componente accidental para las especies del género *Bufo*, en tanto que GUIX (1994) encontró material vegetal en el 78 % de los contenidos estomacales de *B. paracnemis*. NUÑEZ et al. (1982) registraron en una población de *Bufo spinulosus* una dieta con mayor proporción de materiales vegetales. No obstante, en las observaciones realizadas en este estudio, en la parte terminal del tubo digestivo se observó semillas no digeridas. Su presencia se explicaría como la del resto de los vegetales por la incorporación de hormigas cortadoras que transportan estos materiales. La amplitud del nicho (Nb) muestra un valor relativamente alto, lo que indicaría una menor especialización en la elección de las presas.

En la dieta de *B. arenarum* se mencionan los mismos grupos de insectos que en *B. paracnemis*, además crustáceos, pequeños saurios y otros vertebrados (GALLARDO, 1958, 1970, 1974, 1985; GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992). En esta investigación, *Bufo arenarum* basó su dieta en coleópteros (carábidos, curculiónidos y ditiscidos entre otros), con un alto porcentaje de hormigas. También se observó la presencia de restos vegetales aunque en menor cantidad que en *B. paracnemis*. La amplitud trófica del nicho (Nb) también presentó un valor alto con una interpretación similar que en *B. paracnemis*.

Por último, el espectro de *B. fernandezae* estuvo integrado fundamentalmente por coleópteros en especial curculiónidos, carábidos e himenópteros, siendo las hormigas el ítem mayoritario. La amplitud del nicho (Nb) fue baja, lo que indicaría una mayor selectividad en la dieta en comparación con las especies anteriores.

En síntesis, los taxa más representados en la dieta de estas tres especies fueron coleópteros e himenópteros formicidos, grupos de insectos terrestres muy abundantes (LINSEMATER, 1972). Esto reafirmaría que la mayor oferta del recurso determina las dietas de los bufónidos, cuyas dietas, según BERRY (1970), dependen de la disponibilidad del medio.

Como interpretación de las tácticas tróficas, TOFT (1980) propone como especialistas en hormigas a buscadores activos que presentan glándulas venenosas (parótidas), que toman muchas pequeñas presas por día. Sin embargo, en el caso de *B. paracnemis* y *B. arenarum*, el amplio espectro trófico estaría revelando de otro tipo de táctica. Teniendo en cuenta la diversidad de presas consumidas por estas especies, se las podría considerar como no especialistas "sit-and-wait" (HUEY & PIANKA, 1981; TOFT, 1981) en el que el

depredador espera inmóvil el paso de presas ocasionales. Esto coincide con los hábitos sedentarios de estos bufónidos, cuyo sistema de caza consiste en apostarse inmóvil esperando que los insectos pasen cerca de su boca, para capturarlos con la lengua, la cual proyectan velozmente para adherir a la presa. En consecuencia serían especies suficientemente plásticas para comportarse como cazadores activos o pasivos según la abundancia del recurso, tal podría ser el grado de plasticidad de este género. NUÑEZ et al. (1982) estudiaron a una población de *B. spinulosus* de una región andina relativamente herbívora, a causa de la baja disponibilidad de recursos animales de la zona.

En el caso de *B. fernandezae*, presentó un alto número de hormigas, similar a lo hallado por BASSO (1990), quien señala para esta especie una táctica trófica de depredación activa. La menor diversidad de presas se debería a su marcado sedentarismo y a sus hábitos cavícolas que lo hacen permanecer en sus cuevas. Este patrón le permitiría capturar presas que ocasionalmente pasan por la entrada, o salir de ella para cazar y luego regresar.

Podría esperarse que la taxocenosis entre estas especies se encontrase en una situación de no competitividad como consecuencia de la abundancia del recurso trófico. La realidad no parece ser tan simple, ya que diversos factores relacionados con la obtención del alimento intervienen en la segregación del subnicho trófico. Esto permitiría utilizar diferentes segmentos del espectro de recursos disponibles a especies que se encuentran en áreas comunes de alimentación.

Si solamente se considera el inventario de presas, mediante la aplicación de un índice de solapamiento, los resultados pueden resultar distintos según se lo analice desde el punto de vista numérico o de frecuencia de captura. En este caso se observan dos tipos de agrupamiento, uno entre *B. paracnemis* y *B. fernandezae* por la aplicación del componente numérico de la dieta, debido mayoritariamente a la coincidencia en la gran cantidad de hormigas por ambos ingeridas, y otro entre *B. arenarum* y *B. paracnemis* por la aplicación de la frecuencia absoluta de las categorías alimenticias.

Esta disyunción se resuelve con un análisis integral relacionado con la alimentación, en que se agrupan *B. arenarum* y *B. paracnemis*, en donde entre otros factores se pueden considerar como importantes el tamaño medio de las presas, que coinciden ampliamente en el rango 1-15 mm, la similitud en la composición taxonómica de la dieta, el amplitud del nicho (Nb), el número de presas capturadas y las técnicas de caza. En consecuencia, se puede inferir que el aumento de tamaño de las presas se asocia a un aumento de requerimientos energéticos ya que el depredador invierte menos energía por unidad de biomasa al capturar una presa grande que decenas de presas pequeñas (GUIX, 1994). Esto establecería una mayor probabilidad de encuentro entre *B. paracnemis* y *B. arenarum*, cuya evidencia estaría dada en los valores de solapamiento hallados.

Como consideración final, el mecanismo de aislamiento que permite la coexistencia y evita la exclusión se daría mediante diferencias ecológicas sutiles pero importantes, más aún al ser especies congénéricas (PIANKA, 1982), quedando *B. fernandezae* con un claro mecanismo de aislamiento que evita la exclusión competitiva por su mayor especialización en la captura de presas, sus distintos requerimientos energéticos (lo que se ve reflejado en el menor número medio de presas capturada por individuo), y el rango más acotado en el tamaño de sus presas.

Finalmente, no debe olvidarse la consideración de la partición de otros recursos no tróficos del nicho, como las estrategias reproductivas, y en especial su distribución espacial. Sobre este particular, se visualiza un claro mecanismo de aislamiento en el subnicho espacial: las tres especies se hallan en simpatría en la República Argentina sólo en una estrecha franja que incluye las provincias de Entre Ríos y Santa Fe. *B. arenarum* habita principalmente en zonas áridas, mientras que *B. paracnemis* es frecuente en zonas secas de tipo chaqueño y *B. fernandezae* tiene su distribución relacionada con los sistemas de los ríos Paraguay, Paraná y Plata.

RESUMEN

Se realizó un estudio comparativo de la dieta de *B. arenarum*, *B. paracnemis* y *B. fernandezae*. En cada uno de ellos se cuantificó el espectro trófico, se calcularon la diversidad y el amplitud trófica del nicho, el tamaño de presa y el índice de importancia relativa. Las interrelaciones tróficas se obtuvieron mediante matrices de solapamiento en base al índice de Pianka, además se analizaron integralmente, mediante una matriz básica de datos que registro 11 caracteres relacionados con la alimentación, la que presentó en su fenograma un agrupamiento entre *B. arenarum* y *B. paracnemis* en coincidencia con el fenograma obtenido en base a la frecuencia absoluta de las categorías alimentarias. *B. paracnemis* y *B. arenarum* presentan una dieta poco especializada; por el contrario *B. fernandezae* parece más especializado en el consumo de hormigas y coleópteros.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Néstor BASSO (ILPLA-CONICET) y al Prof. Adolfo BELTZER (INALI-CONICET) por la lectura crítica del manuscrito y por sus valiosos aportes, a la Prof. Graciela P. DE AMSLER (INALI-CONICET) por la determinación de los insectos y a los revisores por sus sugerencias y aportes bibliográficos

LITERATURA CITADA

- ABRAMS, P., 1975 - Limiting similarity and the form of the competition coefficient. *Theor. Pop. Biol.*, 8: 356-375.
- BASSO, N. G., 1990. - Estrategias adaptativas de una comunidad subtropical de anuros. *Monogr. Asoc. herpet. Arg.*, 1: 1-70
- BERRY, P. Y., 1970 - The food of giant toad *Bufo asper*. *J. Linn. Soc. Lond. Zool.*, 49: 61-68.
- BRILLOUIN, L., 1965. - *Science and information theory*. New York, Academic Press. 1-320.
- CABRERA, A. L., 1976. - Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de Agricultura y Jardinería*, 2 (1): 1-25.
- CEI, J. M. & ROIG, V. G., 1961 - Batracios recolectados por la expedición biológica "Ersparmer" a la mesopotamia argentina y selva oriental de Misiones. *Notas biol. Fac. Cienc. exact. fis. nat. Univ. nac. Nordeste Corrientes, Zool.*, 1: 1-40

- 1964 - Apuntes batracológicos de un itinerario de observaciones biológicas en las llanuras pampeana y en la litoral. *Notas biol. Fac. Cienc. exac. fis. nat. Univ. nac. Nordeste Corrientes, Zool.*, 4 : 1-14.
- CLARKE, R. D., 1974. - Food habits of toads, genus *Bufo* Am. *Midl Nat* , 91: 140-147
- CODY, M. L., 1968. - On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.*, 102: 107-147.
- CONTRERAS, J. R. & CONTRERAS, A. N. C. DE, 1982. - Características ecológicas y biogeográficas de la batracofauna del Noreste de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Ecosist*, 9 (17): 29-66.
- CRISCI, J. V. & LOPEZ ARMENGOL, M. F., 1983. - Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. *Secret. Gral. OEA Monogr., Biología*, 26: 1-132.
- CRUMP, M. L., 1971. - Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, 3 1-62
- 1974. - Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. nat Hist. Univ. Kansas*, 61: 1-68
- DUELLMAN, W. E., 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica*, 23: 169-183.
- 1978. - The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. Mus nat. Hist. Univ. Kansas*, 65. 1-352.
- GALLARDO, J. M., 1958 - Observaciones sobre el comportamiento de algunos anfibios argentinos. *Ciencia e Investigación*, 14 (7): 291-302.
- 1964. - Los anfibios de la provincia de Entre Ríos, Argentina y algunas notas sobre su distribución geográfica y ecología. *Neotrópica*, 31: 23-28.
- 1968 Relaciones zoogeográficas de la fauna batracológica del oeste de la provincia de Santa Fe (Argentina). *Comun. Mus. argent. Cienc. nat. Ecología*, 1 (1): 1-13.
- 1970 - Estudio ecológico sobre los anfibios y reptiles del sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Mus. argent. Cienc. nat., Zool.*, 10 (3): 27-63
- 1974 - *Anfibios de los alrededores de Buenos Aires*. Buenos Aires, Eudeba: 1-229.
- 1982. Anfibios y reptiles del parque nacional El Palmar de Colón, provincia de Entre Ríos. *Mus. argent. Cienc. nat.*, (Extra Nueva Serie), 128: 65-75.
- 1985 - La existencia de corredor faunístico entre la herpetofauna chaqueña y la litoral mesopotámica. *Bol. Asoc. herpet. argent.*, 2 (4) 13-15
- GALLARDO, J. M. & VARELA DE OLMEDEO, E., 1992.- *Anfibios de la República Argentina ecología y comportamiento*. PROFADU (CONICET): 1-166
- GITTINS, S. P., 1987. - The diet of the common toad (*Bufo bufo*) around a pond in Mid-Wales. *Amphibia-Reptilia*, 8: 13-17.
- GILLER, P. S., 1984. - *Community structure and the niche*. New York, Chapman & Hall: 1-176.
- GUIX, J. C., 1993. - Hábitat y alimentación de *Bufo paracnemis* en una región semiárida del nordeste de Brasil, durante el período de reproducción. *Rev. esp. Herpet.*, 7: 65-73.
- HEYER, W. R. & BELLIN, M. S., 1973. - Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador, *Herpetologica*, 29 (1): 66-72
- HUEY, R. B. & PIANKA, E. R., 1981. - Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62 (4): 991-999.
- HURTUBIA, J., 1973 - Trophic diversity measurement in sympatric predatory species *Ecology*, 54 (4) 885-890.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Biol* , 22 415-427
- INGER, R. F. & COLWELL, R. K., 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Monogr.*, 47: 229-253.
- INGER, R. F. & MARX, H., 1961 - The food of amphibians. *Explor. Parc nat. Upemba*, 64 1-86.
- JONES, K. L., 1982. - Prey patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs. *Herpet. Commun Wildl. Res. Rep.*, 13: 49-55.
- KREBS, J. R., 1978. - Optimal foraging decision rules for predators. In: J. R. KREBS & N. B. DAVIS (eds), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Massachusetts, Sinauer Assoc Sunderland, 1: 22-63.
- LAJMANOVICH, R. C., 1991. - Batracofauna del valle de inundación del Paraná. *Rev Asoc Cienc nat Litoral*, 22 (2): 69-78.

- 1995. - Hábitos alimentarios de *Bufo paracnemus* (Anura: Bufonidae) en el Paraná medio, Argentina. *Rev. hydrobiol. trop.*, en prensa.
- LECLAIR, R., Jr & VALLIERES, L., 1981. - Régimes alimentaires de *Bufo americanus* (Holbrook) et *Rana sylvatica* Le Conte (Amphibia: Anura) nouvellement métamorphosés. *Naturaliste Can.*, **108**: 325-329.
- LESCURE, J., 1964. - L'alimentation du crapaud commun *Bufo bufo* Linnaeus, 1758. *Vie Milieu*, **15**: 757-764
- LEVINS, R., 1968. - *Evolution in changing environment*. New Jersey, Prinseton, Univ. Press: 1-120.
- LINSEMAIER, W., 1972. - *Insects of the world*. New York, McGraw Hill: 1-392.
- MACARTHUR, R. H., 1970. - Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Pop. Biol.*, **1**: 1-11.
- 1972. - *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York, Harper & Row: 1-269.
- MACARTHUR, R. H. & LEVINS, R., 1967. - The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species *Am Nat.*, **101**: 377-385.
- MARTINEZ ACHEMBACH, G., 1961. - Nota acerca de batracios nuevos para la Provincia de Santa Fe. *I Reunion Trab. com. Nat. Geogr. Litoral Argent.*: 205-212.
- 1964. - Contribución al conocimiento de batracios que viven en el departamento de la capital de la Provincia de Santa Fe. *Publ Prof Bas UNL*, **5**: 1-58.
- MARTORI, R., DI TADA, I. & BEDANO, J., 1983. - Tácticas tróficas de la batracofauna de Embalse de Río Tercero (Córdoba, Argentina). *Bol. Asoc. herpet. Arg.*, **1** (3): 1-10.
- NUÑEZ, H., LABRA, M. A. & YAÑEZ, J., 1982. - Hábitos alimentarios de dos poblaciones andinas de *Bufo spinulosus* Wiegmann, 1835 (Anura Bufonidae). *Bol Mus. nac Hist nat. Chile*, **39**: 81-91.
- PIANKA, E. R., 1969. - Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology*, **50**: 1012-1030.
- 1973. - The structure of lizard communities *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53-74
- 1982. - *Ecologia evolutiva*. Barcelona, Omega: 1-365.
- PINKAS, L., OLIPHANT, M. S. & IVERSON, Z. L., 1971. - Food habits of Albacore bluefin, tuna and bonito in California waters. *Calif. Dep. Fish Game Fish Bull.*, **152**: 1-1105.
- PULLIAM, H. R. & ENDERS, F., 1971. - The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology*, **52**: 557-566.
- ROUGHGARDEN, J. D., 1974. - Species packing and the competitive function with illustrations from coral reef fish. *Theor. Pop. Biol.*, **5**: 163-186
- 1975. - Population dynamics in a stochastic environment spectral theory for the competition equations. *Theor. Pop. Biol.*, **7**: 1-12.
- 1976. Resource partitioning among species: a coevolutionary approach. *Theor. Pop. Biol.*, **9**: 388-424.
- SERIE, P., 1935. El sapo buey (*Bufo paracnemus*) en la Argentina. *Rev. chil Hist. nat.*, **39**: 214-218
- SNEATH, D. H. A. & SOKAL, R. R., 1973. - *Numerical taxonomy*. San Francisco, W. H. Freeman & Co: 1-573
- SOKAL, R. R., 1961. - Distance as measure of taxonomic similarity. *Syst. Zool.*, **10**: 70-79.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1979. - *Biometria* Madrid, Blumè: 1-830
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., 1963. - *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco, W. H. Freeman & Co.: 1-359
- TAIGEN, T. L. & POUGH, F. H., 1983. - Prey preference foraging behavior, and metabolic characteristics of frog. *Am. Nat.*, **122** (4): 509-520.
- TOFT, C. A., 1980. - Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, **45**: 131-141.
- 1981. - Feeding ecology of Panamanian litter anurans patterns in diet and foraging mode. *J. Herpet.*, **15** (2): 139-144.
- TOFT, C. A. & DUELLMAN, W. E., 1979. - Anurans of the lower rio Lluallapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*, **35** (1): 71-77.
- TURELLI, M., 1978. A reexamination of stability in randomly varying versus deterministic environments with comments on the stochastic theory of limiting similarity *Theor Pop. Biol.*, **13**: 222-246.

- ZUG, G., 1983. — *Bufo marinus* (Sapo Grande, Sapo Giant Toad, Marine Toad). In: P. H. JANZEN (ed.), *Costa Rican natural history*, Chicago, Univ. Chicago Press: 386-387.
- ZUG, G. R. & ZUG, P. B., 1979. — The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contr. Zool.*, **284**: 1-58.

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.